第 38 卷第 8 期　　生　态　学　报　　Vol.38,No.8
2018 年 4 月　　ACTA ECOLOGICA SINICA　　Apr.,2018

DOI: 10.5846/stxb201704150673

贺燕燕,王朝英,袁中勋,李晓雪,杨文航,宋虹,李昌晓.三峡库区消落带不同水淹强度下池杉与落羽杉的光合生理特性.生态学报,2018,38(8):2722-2731.

He Y Y, Wang C Y, Yuan Z X, Li X X, Yang W H, Song H, Li C X.Photosynthetic characteristics of *Taxodium ascendens* and *Taxodium distichum* under different submergence in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir.Acta Ecologica Sinica,2018,38(8):2722-2731.

三峡库区消落带不同水淹强度下池杉与落羽杉的光合生理特性

贺燕燕,王朝英,袁中勋,李晓雪,杨文航,宋　虹,李昌晓*

西南大学生命科学学院,三峡库区生态环境教育部重点实验室,重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室, 重庆　400715

摘要:为探究三峡库区消落带原位人工种植的池杉(*Taxodium ascendens*)和落羽杉(*Taxodium distichum*)在该特殊生境下的适应机制,设置了浅淹(SS,海拔 175m,对照)、中度水淹(MS,海拔 170m)和深度水淹(DS,海拔 165m)3 个水淹处理组,测定了两树种在连续 4 个周期性水淹处理后的光合响应过程,并采用直角双曲线模型、非直角双曲线模型、直角双曲线修正模型和指数模型进行拟合,比较各模型拟合结果差异并选出最优模型,通过最优模型来分析水淹后落干期两树种的光合生理变化。结果表明:(1)不同模型间的光响应曲线拟合结果存在差异($P<0.05$)。综合分析可知,4 种模型中,指数模型是拟合两树种光响应曲线的最优模型,更符合植物的生理学意义。(2)两树种的光响应曲线有相似的变化规律,光合速率(P_n)的表现均为 DS 组>MS 组>SS 组。(3)中度水淹和深度水淹两树种的最大净光合速率(P_{nmax})、表观量子效率(α)、光饱和点(LSP)均高于浅淹,而光补偿点(LCP)则显著降低。以上结果说明落干生长期两树种对强光和弱光的利用能力增强,水淹对两树种的光合潜力有一定的促进作用,这可能与其遭受水淹胁迫后的自我调节能力和光合补偿机制有关。由此表明,当生境发生不良变化时,植物的适应性变化往往表现为沿着有利于光合作用最大化的方向发展。

关键词:三峡库区;消落带;水淹;池杉;落羽杉;光合特性;光响应曲线

Photosynthetic characteristics of *Taxodium ascendens* and *Taxodium distichum* under different submergence in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir

HE Yanyan, WANG Chaoying, YUAN Zhongxun, LI Xiaoxue, YANG Wenhang, SONG Hong, LI Changxiao*

Key Laboratory of Eco-environments in the Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in the Three Gorges Reservoir Region, School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, *China*

Abstract: After the completion of the Three Gorges Dam Project, the water level of the Three Gorges Reservoir Area (TGRA) fluctuated between 145m a.s.l. in summer and 175m a.s.l. in winter. These extreme water fluctuations along with an annual 30m water-level drawdown have led to the formation of the hydro-fluctuation zone around the reservoir, turning the terrestrial ecosystem into a wetland experiencing winter flooding every year. Under these water fluctuation conditions, the richness and diversity of the vegetation decreased and soil erosion was exacerbated, which further damaged the ecological structure and function of the riparian ecosystem of the reservoir area. The effective way to solve this problem is to restore the riparian vegetation artificially. Understanding the photosynthetic adaptation mechanism of water-tolerant species in the

基金项目:重庆市林业重点科技攻关项目(渝林科研 2016-8);中央财政林业科技推广示范项目(渝林科推[2017-12]);国家林业局天然林保护工程管理中心项目(2016-01);国际科技合作专项(2015DFA90900);重庆市研究生科研创新项目(CYB16066)

收稿日期:2017-04-15;　　**网络出版日期**:2018-01-08

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: lichangx@ swu.edu.cn

hydro-fluctuation zone is of great importance to undertake vegetation restoration in the TGRA. In order to research the adaptation mechanism of the species suitable to the hydro-fluctuation belt of the TGRA, we designed the following three water regimes: periodic shallow submergence (SS, 175m), moderate submergence (MS, 170m), and deep submergence (DS, 165m). Li- 6400 portable photosynthetic measurement system was used to test the light response curves of photosynthesis of *Taxodium ascendens* and *Taxodium distichum* after four cycles of submergence, *in situ*, in the TGRA. The light response curves were fitted and analyzed using the rectangular hyperbola model, the non-rectangular hyperbola model, the rectangular hyperbola modified model, and the exponential equation model. The optimal model was screened out from the four models by analyzing proximity between the simulated and measured values of photosynthetic parameters, and then it was used to analyze the photosynthetic characteristics of the two species under different submergence conditions. Results showed that: (1) The fit of different models was significantly different. The exponential equation model was the best model for the light response curve in accordance with the physiology of the two species; (2) The light response curves of the two species showed similar trends in variation, and along with an increase in the intensity of submergence, the photosynthetic rate of the two species also increased; (3) The maximum photosynthetic rate, apparent quantum yield, and light saturation point of the two species growing under both deep and moderate submergence conditions were higher than that in shallow submergence, while the light compensation point of the two species decreased significantly in deep submergence conditions. These results suggest that the utilization capacity of both low light and high light of the two species were improved after submergence. Submergence also stimulated the photosynthetic potential of the two species, which may be related to the positive self-adjustment ability and the photosynthetic compensation of the two species after submergence stress. This also indicates that when the habitat is stressed, plants often adapt themselves to maximize photosynthesis. Thus, it is appropriate to use these two species for reconstructing the vegetation in the hydro-fluctuation belt of the TGRA.

Key Words: Three Gorges Reservoir Area; hydro-fluctuation belt; submergence; *Taxodium ascendens*; *Taxodium distichum*; photosynthesis; light response curves

三峡工程建成运行后,“冬蓄夏排”的水库调水方式给库区生态系统带来了巨大的负面影响[1],消落带植被物种多样性降低[2],水土流失严重[3],进而导致消落带生态系统结构和功能受损。近年来,消落带植被恢复受到社会各界的重视,有研究表明人工植被重建是恢复消落带植被的有效方法之一[3-4]。消落带植物不仅要耐水淹,且在退水后,植物能否快速恢复其光合作用以制造和储存充分的碳水化合物将直接影响到其再次耐受水淹逆境后的能量供应及其在消落带的生存[5]。因此,研究库区消落带适生植物在水淹后落干期的光合生理生态适应机制是消落带植被恢复的重要基础,也是解决水库消落带生态环境问题的前提[6]。

水淹条件下,缺氧使植物的生长、光合和代谢等过程受限。其对水淹敏感性植物的影响较大[7-8],而耐淹植物可通过形成不定根、通气组织或茎伸长等方式适应水淹逆境[9-11]。作为植物生命活动最重要的过程之一,光合响应变化已成为反映植物耐受胁迫能力的有效指标[12]。而光响应曲线的测定及其拟合有助于理解光合产物积累与环境因子的关系,是植物光合生理生态学研究的重要手段之一[13-15]。通过光合光响应曲线可以获得光合作用的最大净光合速率(P_{nmax})、表观量子效率(α)、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和暗呼吸速率(Rd)等生理参数,而这些参数是植物生理生态研究的基础[16-17],有助于判定植物光合机构运转状况、光合作用能力和其受环境变化的影响程度[13,18]。光响应曲线拟合模型则是光合作用对环境因子响应模拟系统的核心,构建理想的光响应模型可更客观、准确地反映光响应过程[19]。国内外普遍采用的光响应曲线模型为:直角双曲线模型、非直角双曲线模型、直角双曲线修正模型和指数模型[13,20-24]。由于不同植物对光照强度变化的敏感度及响应方式不同,因而不同植物的最适光合光响应曲线的模型也不同。因此为了解植物的光合特性,保证估测光合特性参数结果的准确性,需首先对不同的光响应模型进行比较[25]。

池杉(*T. ascendens*)和落羽杉(*T. distichum*)为杉科落羽杉属落叶乔木。研究表明,两树种具有较强的水

淹耐受性[26]，是三峡库区消落带的适生乔木树种。目前关于两树种的研究多集中在模拟不同水淹环境、水淹胁迫解除后的生长、光合生理响应[27-28]、生理变化[29]和根系次生代谢[30]等，尽管已有对三峡库区消落带原位落干期光合生理的研究[27]，但其研究仅反映了光合生理的瞬时响应，而不能反映其对不同光强的利用情况，缺乏应用光响应模型对两树种生长适应性的拟合研究。本研究以三峡库区消落带原位种植的池杉和落羽杉为研究对象，测定其水淹后落干期的光响应曲线，并采用直角双曲线模型、非直角双曲线模型、直角双曲线修正模型和指数模型 4 种模型对其进行拟合，比较各模型拟合结果的差异并选出最优模型，研究水淹后落干期两树种的光合生理变化，探究其在消落带特殊生境下的适应机制，以期为指导三峡库区消落带人工植被构建和管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验样地位于重庆市忠县共和村汝溪河消落带植被修复示范基地（107°32′—108°14′E，30°03′—30°35′N），面积 0.133km^2。汝溪河为长江一级支流，流域属亚热带东南季风区山地气候。全年温度≥10℃，年积温 5787℃，年均温 18.2℃，无霜期 341d，日照时数 1327.5h，日照率 29%，太阳总辐射能 83.7×4.18kJ/cm^2，年降雨量 1200mm，相对湿度 80%。

试验所选取的池杉和落羽杉树种位于消落带 165—175m 海拔范围内，种植于 2012 年 4 月，栽种时苗龄为 2 年生幼苗，大小规格基本一致。种植时将样地分为 20 个宽 10m、垂直于河床的条带，每个条带栽植一个树种，两个树种交替种植，株行距为 1m×1m。树苗栽好后立即浇水 1 次，2012 年 6 月中旬进行除草。此后无人为干扰自然生长。截至 2016 年 7 月试验开展时，两树种已经历了 4 个水位波动周期，并且长势良好。

1.2 试验设计

于 2016 年 7 月中旬进行实地数据测定，根据消落带不同海拔高程的淹水深度和淹水持续时间，将样地划分为 3 个样带：浅淹（SS，海拔 175m，对照）、中度水淹（MS，海拔 170m）和深度水淹（DS，海拔 165m），各样带最大水淹深度及水淹天数见表 1。每个树种每个海拔高程分别选取 4 株长势相近的具有代表性植株，每株选取 3 片完全舒展并且成熟、未受损的叶片（位于树冠的中上部）作为测定对象，用于测定光响应曲线。

表 1 不同水淹处理组 4 个水淹周期内的水淹深度和水淹持续时间

Table 1 Submergence depth and duration of the treatments at different submergence treatment during the four water cycles

海拔 Elevation/m	水淹深度 Submergence depth/m	水淹天数 Submergence duration(d/a)			
		2012-06—2013-07	2013-06—2014-07	2014-06—2015-07	2015-06—2016-07
175	0	2	5	8	5
170	5	125	101	141	111
165	10	175	158	217	161

1.3 土壤氧化还原电位的测定

采用土壤氧化还原电位计 DW-1 型（江苏江分电分析仪器有限公司生产）测定样地土壤氧化还原电位（Eh）。将电位计探头插入距土壤表面 10cm 处，持续几分钟待读数稳定后记录数值，对每个海拔用于测定光响应曲线树种的生长土壤进行 Eh 的测定。通气良好及含氧量充分的土壤，其 Eh 介于+400-（+700mV 之间；淹水后 Eh 变化从+400 到+72mV；而当 Eh 低于+350mV，表明土壤氧气匮乏[31]。

1.4 光响应曲线的测定

于 2016 年 7 月中旬选择晴朗天气进行原位测量，测定时间在 9:30—12:00。采用 Li-6400 便携式光合系统（Li-Cor 6400，Li-Cor Inc，USA）进行测定，测定时用 Li-6400-02B 红蓝光源设定一系列光合有效辐射梯度：1800、1600、1400、1200、1000、800、600、400、200、100、50、0μmol m^{-2} s^{-1}，测定前用自然光对叶片进行充分诱导，改变光照强度后，最少稳定时间设定为 120s。CO_2浓度设置为（400±5）μmol/mol（仪器自带小钢瓶提供）。叶

室温度和相对湿度均为自然背景值。实测值的计算参考郎莹等[20]的方法。

1.5　数据处理

用 Excel 2007 和 SPSS 22.0 软件对光合测定仪 Li-6400 测得的数据进行处理。采用以下 4 种光合模型进行光响应曲线拟合,得到各项光响应参数,再分别对各项参数在模型间和处理组间做方差分析,采用 Duncan 多重比较(Duncan′s multiple range test)进行显著性检验。同时,将实测值和模型拟合值用 Origin 9.0 作图并比较。

1.5.1　直角双曲线模型[32]

$$P_n = \frac{\alpha I P_{n\max}}{\alpha I + P_{n\max}} - Rd$$

式中,P_n为净光合速率,I 为光合有效辐射(结果与分析、讨论部分用 PAR 表示光合有效辐射),α 为光响应曲线的初始斜率(即表观量子效率),$P_{n\max}$为最大净光合速率,Rd 为暗呼吸速率。直线 $y = P_{n\max}$与弱光下的线性方程相交,交点对应 x 轴的值即为光饱和点 LSP[33]。

1.5.2　非直角双曲线模型[34]

$$P_n = \frac{\alpha I + P_{n\max} - \sqrt{(\alpha I + P_{n\max})^2 - 4\theta\alpha I P_{n\max}}}{2\theta} - Rd$$

式中,θ 为曲线的曲率,P_n、I、α、$P_{n\max}$和 Rd 的定义与前述相同。LSP 的求算方法同直角双曲线模型。

1.5.3　直角双曲线修正模型[35]

$$P_n = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} I - Rd$$

式中,β 和 γ 为系数,P_n、I、α 和 Rd 的定义与前述相同。拟合过程通过光合计算(版本 4. 1. 1)完成,由于拟合得到的 LSP 过大,在表中未列出。

1.5.4　指数函数模型[20]

$$P_n = P_{n\max}(1 - e^{\frac{-\alpha I}{P_{n\max}}}) - Rd$$

式中,P_n、I、α、$P_{n\max}$和 Rd 的定义与前述相同。其中 LSP $= P_{n\max} \times \ln(100C_0)/\alpha$,与 90%$P_{n\max}$相对应的光照强度相比较求得[23]。$C_0$为度量弱光下净光合速率趋于 0 的指标。

2　结果与分析

2.1　不同水淹处理组对池杉和落羽杉土壤氧化还原电位的影响

3 个水淹处理后两树种的 Eh 均有显著差异(表 2)。SS 组的 Eh 始终高于 420mV,表明土壤通气良好。MS 组的 Eh 在 360.2—386.4mV 范围波动,而 DS 组的 Eh 低于 350mV,表明土壤氧气含量下降。

表 2　不同水淹处理组池杉和落羽杉的土壤氧化还原电位(Eh)值(平均值±标准误)

Table 2　Changes of soil redox potential (Eh) of *T. ascendens* and *T. distichum* under different submergence treatment (means±SE)

物种 Species	处理 Treatment		
	SS	MS	DS
池杉 *T. ascendens*	420.60±5.51a	386.40±5.09b	346.40±3.80c
落羽杉 *T.distichum*	425.60±3.54a	360.20±2.46b	331.60±11.42c

SS:浅淹,Shallow submergence;MS:中度水淹,Moderate submergence;DS:深度水淹,Deep submergence;不同小写字母表示同一物种在不同水淹处理组间差异显著(n=4, P<0.05)

2.2　不同水淹处理组对池杉和落羽杉生长特征的影响

经历 4 个水淹周期后的池杉和落羽杉长势良好。不同水淹处理组的两树种生长特征参数值变化趋势相似(表 3)。两树种的胸径与树高存在显著差异(P<0.05),均表现为 SS 组>MS 组>DS 组。随着水淹强度的增

加,两树种冠幅显著降低($P<0.05$)。

表 3 不同水淹处理组池杉和落羽杉的生长特征参数(平均值±标准误)

Table 3 Growth characteristic parameter of *T. ascendens* and *T. distichum* under different submergence treatment (means±SE)

特征值 Character	池杉 *T. ascendens*			落羽杉 *T. distichum*		
	SS	MS	DS	SS	MS	DS
胸径 DBH/cm	6.50±0.12a	5.75±0.09b	4.46±0.10c	6.48±0.08a	5.83±0.10b	5.07±0.15c
冠幅 Canopy/m^2	5.38±0.24a	2.86±0.32b	2.45±0.09b	8.87±0.78a	6.62±0.23b	5.52±0.27b
树高 Tree height/m	5.92±0.17a	5.21±0.03b	4.34±0.05c	5.71±0.11a	5.09±0.05b	4.84±0.06c

不同小写字母表示同一物种在不同水淹处理组间差异显著($n=4$, $P<0.05$)

2.3 不同光响应模型拟合效果比较

不同水淹处理后的池杉和落羽杉采用不同模型拟合的变化趋势相似(图 1)。在弱光(PAR≤200μmol m^{-2} s^{-1})下,4 种模型拟合的光响应曲线变化规律均呈线性增长,且各拟合值与实测值差值较小;随着光强的增加,不同模型间的差异逐渐增大,4 种模型的净光合速率(P_n)均随着光强的增加而升高,但逐渐趋于平缓。而不同模型间的变化幅度差异较大。

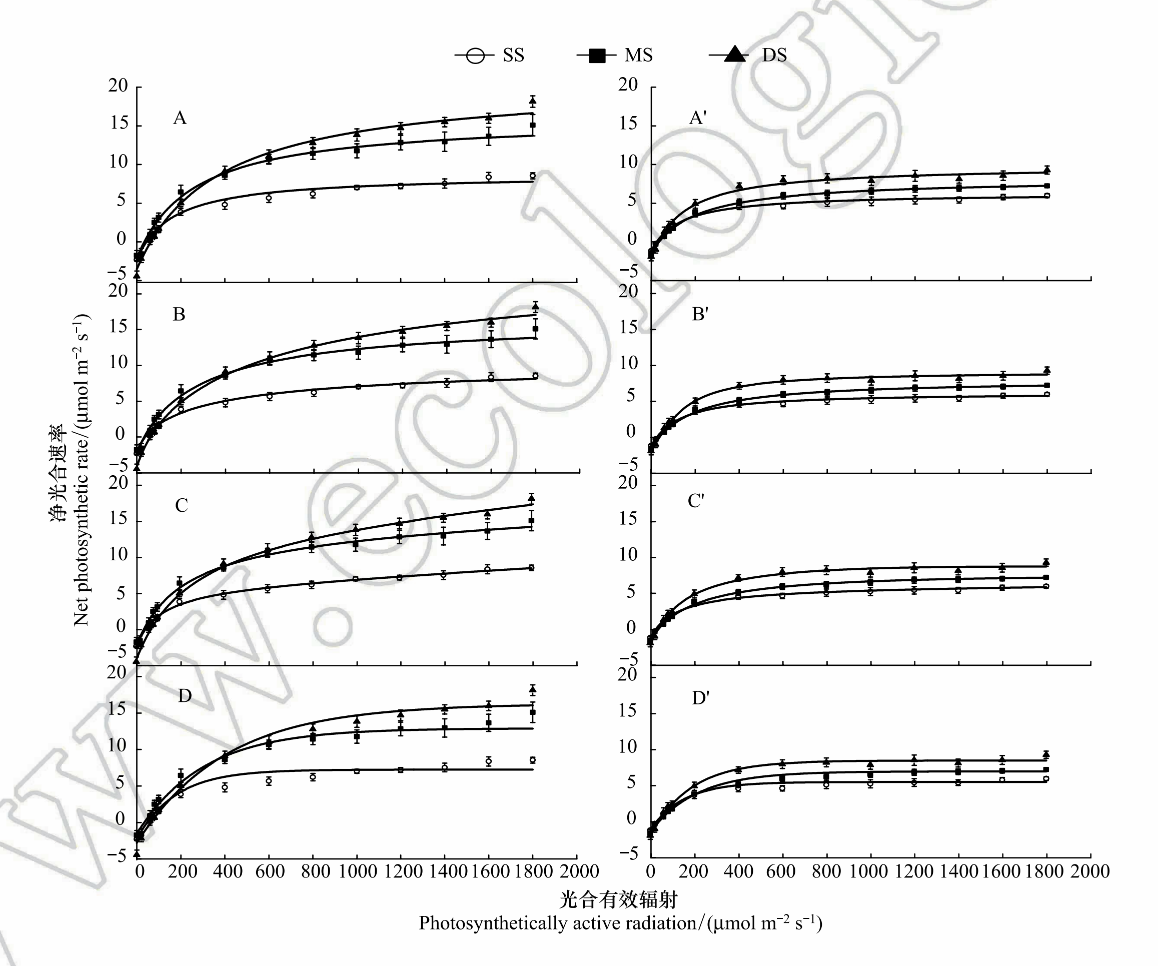


图 1 不同光响应模型对池杉和落羽杉光合速率光响应曲线的拟合

Fig.1 Simulation of photosynthetic rate-light response curves of *T. ascendens* and *T. distichum* by 4 models under different submergence treatment

SS:浅淹,Shallow submergence;MS:中度水淹,Moderate submergence;DS:深度水淹,Deep submergence;A:直角双曲线模型(池杉);A′:直角双曲线模型(落羽杉);B:非直角双曲线模型(池杉);B′:非直角双曲线模型(落羽杉);C:直角双曲线修正模型(池杉);C′:直角双曲线修正模型(落羽杉);D:指数模型(池杉);D′:指数模型(落羽杉)

2.4　不同光响应模型拟合光合参数比较

通过对不同模型的进一步分析(表 4)可知,各模型的决定系数(R^2)均在 0.9 以上,表明 4 种模型均能较好地拟合池杉和落羽杉的光响应过程。在本研究不同水淹处理下,两树种采用直角双曲线模型与非直角双曲线模型拟合的 α、P_{nmax}、Rd 与实测值相比显著偏大,而 LSP 和 LCP 则显著低于实测值。修正模型的拟合精度较高,R^2 达到 0.97 以上,可以准确地预测 P_{nmax};但修正参数 $\beta<0$ 且 $(\beta+\gamma)/\beta<0$[36],求出 LSP 太大(表 4 中未列出),且 α 和 Rd 也均大于实测值,LCP 低于实测值。指数模型拟合出的 α 和 Rd 最接近实测值,P_{nmax} 和 LSP 虽无显著差异,但相比其他模型更接近实测值。结合决定系数发现,R^2 的大小仅反映模型拟合程度,并不能说明各模型拟合的参数值与实测值相符。上述研究结果表明,指数模型为池杉和落羽杉光响应曲线拟合的最优模型,故以此模型为基础分析两树种的光响应曲线特征。

表 4　不同水淹处理组池杉和落羽杉的光响应曲线特征参数值

Table 4　Characteristic parameters of light response curves of *T. ascendens* and *T. distichum* under different submergence treatment

树种 Species	模型 Model	处理 Treatment	α/ (μmol/μmol)	P_{nmax} /(μmol m^{-2} s^{-1})	LSP/ (μmol m^{-2} s^{-1})	LCP/ (μmol m^{-2} s^{-1})	Rd/ (μmol m^{-2} s^{-1})	R^2
池杉	实测值	SS	≈ 0.031	≈ 8.55	≈1600.00	≈ 59.94	≈0.50	—
T. ascendens		MS	≈ 0.043	≈ 15.10	≈ 1640.00	≈ 42.30	≈0.60	—
		DS	≈ 0.044	≈ 18.14	≈ 1640.00	≈ 71.05	≈0.80	—
	I	SS	0.060±0.012Aa	11.79±0.49 Ac	484.46±74.15Bb	53.87±8.95Aa	2.33±0.41Aa	0.968
		MS	0.073±0.006Aa	18.73±1.99Ab	548.54±66.31Aab	38.50±12.59Aa	2.19±0.53Aa	0.985
		DS	0.068±0.013Aa	25.03±0.85Aa	710.37±48.46Aa	66.58±5.63Aa	3.74±0.58Aa	0.992
	II	SS	0.056±0.009Aa	11.70±0.55Ac	482.11±75.63Ba	54.33±9.12Aa	2.31±0.41Aa	0.968
		MS	0.068±0.004Aa	18.63±2.08Ab	545.42±68.50Aab	38.36±12.73Aa	2.14±0.55Aa	0.986
		DS	0.068±0.013Aa	25.03±0.85Aa	710.56±48.48Aa	66.55±5.65Aa	3.74±0.58Aa	0.992
	III	SS	0.060±0.013Aa	9.51±0.85BCc	—	53.70±9.16Aab	2.31±0.46Aab	0.968
		MS	0.062±0.007Aa	16.02±2.08Ab	—	37.77±12.75Ab	1.92±0.55Ab	0.983
		DS	0.063±0.010Aa	21.63±0.59Ba	—	83.73±14.90Aa	3.54±0.45Aa	0.992
	IV	SS	0.031±0.005Aa	7.81±0.61Bc	1185.17±187.3Ba	51.26±9.26Aa	1.27±0.09Aa	0.952
		MS	0.043±0.004Ba	13.60±1.22Ab	1352.34±140.76Aa	28.19±3.86Ab	1.31±0.04Aa	0.977
		DS	0.039±0.005Aa	16.74±0.47Ca	1615.76±74.89Aa	33.46±3.45Bab	1.28±0.02Ba	0.985
落羽杉	实测值	SS	≈0.023	≈5.98	≈1240.00	≈24.83	≈0.80	—
T. distichum		MS	≈0.026	≈7.24	≈1400.00	≈39.05	≈0.90	—
		DS	≈0.034	≈9.29	≈1400.00	≈41.61	≈1.30	—
	I	SS	0.103±0.033Aa	10.00±0.00Ab	488.48±47.12Aa	29.43±7.43Aa	2.46±0.72Aa	0.916
		MS	0.055±0.010Aa	10.41±0.25Ab	444.27±19.94Aa	36.30±3.73Aa	1.72±0.35Aa	0.981
		DS	0.088±0.008Aa	12.10±0.30Aa	491.74±36.77Ca	34.13±7.57Aa	2.30±0.50Aa	0.990
	II	SS	0.052±0.008ABa	7.06±0.45Bc	345.74±21.71Ab	26.34±2.91Aa	1.17±0.17Ba	0.977
		MS	0.043±0.004ABa	9.14±0.47Bb	392.76±13.86Aab	36.36±3.60Aa	1.41±0.16Aa	0.992
		DS	0.062±0.008ABa	11.23±0.42Aa	458.70±30.06Ca	37.78±8.44Aa	2.02±0.49Aa	0.992
	III	SS	0.060±0.006ABab	5.86±0.35Cc	—	25.09±2.17Aa	1.25±0.17Ba	0.975
		MS	0.049±0.005Ab	7.42±0.19Cb	—	34.45±2.94Aa	1.47±0.20Aa	0.991
		DS	0.077±0.012Aa	8.69±0.57Ba	—	33.93±7.56Aa	2.06±0.55Aa	0.991
	IV	SS	0.026±0.003Bb	5.39±0.44Cc	1120.11±58.31Aa	39.33±3.22Aab	1.20±0.04Ba	0.962
		MS	0.030±0.004Bb	6.90±0.32Cb	1200.04±130.38Aa	45.52±5.99Aa	1.27±0.03Aa	0.984
		DS	0.047±0.004Ba	8.45±0.57Ba	1120.32±48.99Ba	29.95±3.75Ab	1.24±0.07Aa	0.990

I:直角双曲线模型,Rectangular hyperbola model;II:非直角双曲线模型,Non-rectangular hyperbola model;III:直角双曲线修正模型,Modified model;IV:指数模型,Exponential equation model,α:表观量子效率,Apparent quantum yield;P_{nmax}:最大净光合速率,Maximum net photosynthetic rate;LSP:光饱和点,Light saturation point;LCP:光补偿点,Light compensation point;Rd:暗呼吸速率,Dark respiration rate;R^2:决定系数,Determination coefficient;数据为平均值±标准误,采用 Duncan 法($n=4$,$P<0.05$)检验;不同小写字母表示同一树种相同模型在不同处理间显著差异,大写字母表示同一树种相同处理在不同模型间显著差异

2.5 不同水淹处理组池杉和落羽杉的光响应特征

在不同水淹处理组两树种的光响应曲线均有相似的变化规律(图 1),即在同一光强下的 P_n 值均表现为 DS 组>MS 组>SS 组。但不同水淹处理组两树种光响应曲线的高低变化表现出较大差异。随着测定光强的增大,MS、DS 组叶片的 P_n 持续增加,而 SS 组叶片则在较低 PAR 时就达到了光饱和,之后趋向平稳。在测定的光强范围内,两树种并没有出现光抑制现象,即在光强为 1800μmol m^{-2} s^{-1}时 P_n 仍有小幅度增长趋势,依然没有达到光饱和(图 1),且 P_{nmax} 和 LSP 均相对较高(表 4)。不同水淹处理组池杉的 P_{nmax}、LSP 和 LCP 均远大于落羽杉。

对光响应曲线拟合结果表明(表 4),经历了 4 个水位周期性波动的两树种,在不同水淹处理后,MS 和 DS 组的各光合参数比 SS 组均有提高。对于池杉,3 个水淹处理组的 α、LSP 和 *Rd* 均无显著差异。而 MS 组的 P_{nmax} 比 SS 组显著提高了 74.1%($P<0.05$),DS 比 MS 组的 P_{nmax} 显著提高了 23.1%($P<0.05$)。淹水后的 LCP 比 SS 组显著降低($P<0.05$),MS 和 DS 组的 LCP 比 SS 组分别降低了 35.4%和 45.0%。对落羽杉而言,DS 组的 α 比 SS 和 MS 组显著提高。MS 和 DS 组的 P_{nmax} 比 SS 组分别提高了 56.8%和 28.0%,DS 比 MS 组的 P_{nmax} 显著提高了 23.0%($P<0.05$)。3 个水淹处理组的 LSP 和 *Rd* 均无显著差异。MS 和 DS 组的 LCP 分别比 SS 组降低了 23.8%和 9.7%。

3 讨论

3.1 光合光响应曲线拟合模型比较

通过数学模型对光合光响应曲线的拟合,可以快速求得植物叶片的特征参数,对了解光合生理过程有重要意义[19]。但不同模型拟合得出的参数精确度存在一定差异,本研究结果(图 1 和表 4)也证实了该结论。另外,遭受其他逆境胁迫下的山杏(*Prunus sibirica* L.)[22]、银杏(*Ginkgo biloba*)[23]和栾树(*Koelreuteria paniculata* Laxm.)[33]等植物多模型拟合的研究结果表明,修正模型的拟合效果最好。本研究表明在 LSP 的拟合上修正模型存在不足,这与邓云鹏等[37]通过多模型对不同种源栓皮栎(*Quercus variabilis*)的光响应曲线的拟合研究结果一致。因此,模型的正确选择决定了光合特征参数的准确性,才能真正反映植物的光合能力[38]。可见在研究植物的光响应曲线时,应综合几个模型的结果进行分析,提高对模型中各参数估计的准确性。综上所述,指数模型的拟合结果更符合两树种的生理学意义。

3.2 水淹后落干期池杉和落羽杉的光合曲线的响应

植物的光响应曲线最能反映植物对光照强度的适应特性,同时也可以反映植物对环境的适应能力[39]。P_{nmax} 是描述植物最大光合潜能的重要指标[40]。本研究表明,MS 和 DS 组的池杉和落羽杉的 P_{nmax} 比 SS 组均有显著提高(表 4),这可能与水淹结束后两树种的适应机制有关。有研究表明,不同程度水淹后的中山杉(*Taxodium hybrid*' zhongshansha')的 P_{nmax} 比对照均有所提高,表明其叶片光合潜力并未因淹水和淹水后落干期而降低,相反,水淹对其叶片的光合潜力的增强有一定的促进作用[28]。由此可以推断,两树种表现出对水淹胁迫较强的适应能力,这可能是因为中度水淹和深度水淹的两树种为适应下一次的水淹而通过增强光能利用效率去生产积累更多的光合产物。其中,强光下池杉比落羽杉具有更高的 P_{nmax},其光合同化潜力大,表明落羽杉在水淹胁迫后的光合恢复能力弱于池杉。有研究表明,在一定的环境条件下叶片的 P_{nmax} 决定于 Rubisco 活性与电子传递速率[41]。在本试验条件下,水淹后引起两树种的 P_{nmax} 和 α 提高,是否由于前期水淹胁迫导致 PSⅡ电子传递速率及叶肉细胞 Rubisco 活性的提高,还有待于进一步研究。

α 值的高低,反映了植物光合作用的光能利用效率,尤其是对弱光的利用能力[40]。α 越高,说明其叶片光能转化效率越高。较多研究表明,植物的 α_{max} 理论值在 0.08—0.125μmol/μmol 之间,但在自然条件下的 α 值均低于理论值,一般在 0.03—0.05μmol/μmol 之间[18]。水分胁迫会影响植物的 α 值[42],但对于不同植物的 α 与土壤水分的定量关系还不清楚。池杉在 3 个水淹处理组的 α 并不具有显著性差异(表 4),其范围在 0.031—0.043μmol/μmol 波动;而落羽杉的 α 范围在 0.026—0.047μmol/μmol 波动。与一般植物在适宜生长

条件下的 α 基本一致。这说明两树种的叶片均具有较强的光能转化效率。在本研究中,两树种在光饱和时的 P_n和 α 均表现为 DS 组>MS 组>SS 组。有研究表明,LSP 较高,LCP 较低,光饱和点时 P_n和 α 较大,表明植物在此条件下能最有效的利用光能,表现为植物体的生长势以及光合生产能力强[43]。因此,水淹后两树种较高的 P_n和 α 有助于两树种充分利用光能,积累更多光合产物,这是其适宜生长在三峡库区消落带水淹-落干交替变化的特殊生境中的原因之一。

LSP 和 LCP 是衡量植物需光特性的重要生理指标,也反应植物对环境的适应能力[44]。LSP 越大,则植物利用强光的能力越强[45];LCP 越小,表明植物利用弱光的能力越强。LSP 显著减小会影响植物对强光的利用,影响植物的光合,甚至会导致植物发生光抑制。夏季是三峡库区消落带内植物的生长期,LSP 的高低将直接影响植物的存活和生长。本研究中,两树种各水淹处理组间的 LSP 无显著差异,而经历水淹后池杉的 LCP 均低于 SS 组,表明池杉的 LCP 随水淹深度的增加有明显降低的趋势,说明水淹不仅未对池杉对强光的利用产生影响,还促进了池杉对弱光的利用能力。这是水淹后两树种能在消落带内持续生长的又一重要原因。

Rd 值的高低,与植物的生长状况有关[46],而大部分植物的 *Rd* 均<2μmol m^{-2} s^{-1}[5]。在 3 个处理组中,两树种的 *Rd* 值均无显著差异,但较浅淹组有所提高,说明两树种在淹水后落干恢复期为维持正常生命活动需要更多的光合有机物,这与裴顺祥等[6]对水淹后狗牙根(*Hemarthria altissima*)光响应曲线的研究结果一致。*Rd* 的高低与植物生长速率关系密切,生长快的植物呼吸速率会相应加快[47]。水淹后两树种的 *Rd* 升高,说明其在落干期生长加快,有利于其积累更多的有机物以抵御下一次水淹。

大量研究表明,水淹致使土壤中气体交换速率明显下降,植物的无氧呼吸逐渐替代了有氧呼吸,植物的生长和形态发生明显变化[28-29,48]。从不同水淹处理组池杉和落羽杉的胸径、冠幅和树高等 3 个生长参数(表 3)看,均表现为 SS 组>MS 组>DS 组,说明不同水淹强度对两树种的影响不同;水淹强度越大,对两树种的生长影响也越大。植物在水淹后的恢复生长状况是衡量其耐受水淹胁迫能力的重要指标[49]。本研究中,相比于 SS 组,经历前期淹水的两树种在恢复期的光合速率非但没有降低,反而均高于浅淹,并呈水淹深度增大其增幅越大的变化趋势。这一现象与环境胁迫会限制生物体生长的理论不尽相同,但用"中等胁迫理论"[50]来诠释,也属于一种正常的生理现象。该理论认为,生物体所受的胁迫若未超过其自身的耐性限度,生物会在解除胁迫后,迅速地启动恢复机制,进而使各项生命活动正常化,且足够强的胁迫还会诱导生物体产生最大程度的耐受能力,这对其生理功能的进化有一定的促进作用,反之,不受胁迫的生物体则不具备这样的能力。

另外,DS 组池杉和落羽杉的光合能力均高于 MS 组,这可能与水淹后植物根系孔隙度的增加有关。王瑗等[51]对落羽杉(*T. distichum*)、薄壳山核桃(*Carya illinoensis*)和乌桕(*Sapium sebiferum*)耐涝渍的研究表明,水淹会增加植物不定根和根系孔隙度的数量,并随着水淹深度的增加,二者显著增多。植物的不定根形成和根系孔隙度增加与植物耐淹性密切相关。也有研究表明长期生活在沼泽地带的水稻,其根系具有很发达的细胞间隙和气道,与茎、叶的细胞间隙相连,可改善根系的通气状况,较高的根系氧浓度提高了植物的根系活力,促进植株对营养元素的吸收,进而提高水稻的光合作用[52]。在试验测定时,本课题组也发现样地中两树种有明显膝状呼吸根的形成。这也可能是两树种水淹后光合能力增强的一个原因。表明两种植物通过形态改变来适应消落带恶劣环境。

4　结论

三峡库区消落带人工重建植被体系中的池杉和落羽杉在经历了 4a 的水淹-落干循环后,表现出良好的生长适应能力。两树种在水淹后落干期的光合能力提高,可能与其遭受胁迫后的积极自我调节能力和光合补偿机制有关。在不同水淹处理组的两树种表现出了不同的光合特性。池杉表现出更高的光合活性,其 P_n、P_{nmax}、α、LSP、LCP 及 *Rd* 值均比落羽杉高,表明生长在同一生境中的池杉对光照、水分利用的恢复适应能力高于落羽杉。这与不同植物对水淹生理适应性的差异有关。

本研究虽为原位实验,但仍存在一些不足,主要包括以下两方面内容。首先,本研究只对池杉和落羽杉落

干期进行了一次测试工作,而对其恢复期生长缺少全面监测;其次,本研究仅对水淹后落干期两树种的光合生理特征方面做了初步研究。而植物对于三峡库区消落带原位生境的适应是一个非常复杂的过程,因此需开展进一步的研究工作,如糖代谢、信号传导机制以及基因表达等方面的研究,从而全面揭示两树种在三峡库区消落带的水淹适应机制。这些也是本课题组目前正在进一步深入开展的工作。

参考文献(References):

[1] New T, Xie Z Q. Impacts of large dams on riparian vegetation: applying global experience to the case of China's Three Gorges Dam. Biodiversity & Conservation, 2008, 17(13): 3149-3163.

[2] 刘维暐, 王杰, 王勇, 杨帆. 三峡水库消落区不同海拔高度的植物群落多样性差异. 生态学报, 2012, 32(17): 5454-5466.

[3] 鲍玉海, 贺秀斌. 三峡水库消落带土壤侵蚀问题初步探讨. 水土保持研究, 2011, 18(6): 190-195.

[4] 樊大勇, 熊高明, 张爱英, 刘曦, 谢宗强, 李兆佳. 三峡库区水位调度对消落带生态修复中物种筛选实践的影响. 植物生态学报, 2015, 39(4): 416-432.

[5] 裴顺祥, 洪明, 郭泉水, 秦爱丽, 朱莉, 朱妮妮. 三峡库区消落带水淹结束后狗牙根的光合生理生态特性. 生态学杂志, 2014, 33(12): 3222-3229.

[6] 揭胜麟, 樊大勇, 谢宗强, 张想英, 熊高明. 三峡水库消落带植物叶片光合与营养性状特征. 生态学报, 2012, 32(6): 1723-1733.

[7] Mommer L, Pedersen O, Visser E J W. Acclimation of a terrestrial plant to submergence facilitates gas exchange under water. Plant, Cell & Environment, 2004, 27(10): 1281-1287.

[8] Perata P, Armstrong W, Voesenek L A C J. Plants and flooding stress. New Phytologist, 2011, 190(2): 269-273.

[9] Kozlowski T T, Pallardy S G. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. The Botanical Review, 2002, 68(2): 270-334.

[10] Colmer T D, Pedersen O. Underwater photosynthesis and respiration in leaves of submerged wetland plants: gas films improve CO_2 and O_2 exchange. New Phytologist, 2008, 177(4): 918-926.

[11] 王海锋, 曾波, 李娅, 乔普, 叶小齐, 罗芳丽. 长期完全水淹对4种三峡库区岸生植物存活及恢复生长的影响. 植物生态学报, 2008, 32(5): 977-984.

[12] 刘泽彬. 三峡库区消落带两种植物对淹水环境适应性的模拟研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2014.

[13] 叶子飘. 光合作用对光和 CO_2 响应模型的研究进展. 植物生态学报, 2010, 34(6): 727-740.

[14] Buckley T N, Diaz-Espejo A. Partitioning changes in photosynthetic rate into contributions from different variables. Plant, Cell & Environment, 2015, 38(6): 1200-1211.

[15] 蒋冬月, 钱永强, 费英杰, 王正超, 孙振元. 柳属植物光合-光响应曲线模型拟合. 核农学报, 2015, 29(1): 169-177.

[16] 徐玲玲, 张宪洲, 石培礼, 于贵瑞. 青藏高原高寒草甸生态系统表观量子产额和表观最大光合速率的确定. 中国科学 D辑 地球科学, 2004, 34(S2): 125-130.

[17] 张弥, 吴家兵, 关德新, 施婷婷, 陈鹏狮, 纪瑞鹏. 长白山阔叶红松林主要树种光合作用的光响应曲线. 应用生态学报, 2006, 17(9): 1575-1578.

[18] 叶子飘. 光响应模型在超级杂交稻组合-Ⅱ优明86中的应用. 生态学杂志, 2007, 26(8): 1323-1326.

[19] Sharp R E, Matthews M A, Boyer J S. Kok effect and the quantum yield of photosynthesis: light partially inhibits dark respiration. Plant Physiology, 1984, 75(1): 95-101.

[20] Bassman J H, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoides* clones. Tree Physiology, 1991, 8(2): 145-159.

[21] Kyei-Boahen S, Lada R, Astatkie T, Gordon R, Caldwell C. Photosynthetic response of carrots to varying irradiances. Photosynthetica, 2003, 41(2): 301-305.

[22] 郎莹, 张光灿, 张征坤, 刘顺生, 刘德虎, 胡小兰. 不同土壤水分下山杏光合作用光响应过程及其模拟. 生态学报, 2011, 31(16): 4499-4508.

[23] 王欢利, 曹福亮, 刘新亮. 高温胁迫下不同叶色银杏嫁接苗光响应曲线的拟合. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2015, 39(2): 14-20.

[24] 王小菲, 高文强, 刘建锋, 倪妍妍, 屈璐, 赵秀莲, 杨文娟, 邓云鹏, 江泽平. 不同生境对栓皮栎幼苗光合生理特性的影响. 生态学报, 2016, 36(24): 8062-8070.

[25] 肖丹丹, 左力辉, 王进茂, 梁海永, 史亚朋, 杨润蕾, 杨敏生. 5种榆属植物光响应曲线模型对比分析. 中国农业科技导报, 2016, 18(4): 124-131.

[26] 汪企明, 江泽平, 吕祥生, 张继凡, 鲁开基, 孙永召, 郭士祥, 吴孟军, 陆兴安. 落羽杉属种源研究: 树种生物学特性. 江苏林业科技,

1995, 22(2): 14-18.
[27] Wang C Y, Li C X, Wei H, Xie Y Z, Han W J. Effects of long-term periodic submergence on photosynthesis and growth of *Taxodium distichum* and *Taxodium ascendens* saplings in the hydro-fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir of China. PloS One, 2016, 11(9): e0162867.
[28] 凌子然. 不同程度水淹对中山杉及亲本生长与光合生理恢复的影响[D]. 南京: 南京大学, 2016.
[29] 李川, 周倩, 王大铭, 辜夕容. 模拟三峡库区淹水对植物生长及生理生化方面的影响. 西南大学学报: 自然科学版, 2011, 33(10): 46-50.
[30] 李昌晓, 钟章成, 陶建平. 不同水分条件下池杉幼苗根系的苹果酸、莽草酸含量及生物量. 林业科学, 2008, 44(10): 1-7.
[31] Pezeshki S R. Root responses of flood-tolerant and flood-sensitive tree species to soil redox conditions. Trees, 1991, 5(3): 180-186.
[32] Baly E C C. The kinetics of photosynthesis. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 1935, 117(804): 218-239.
[33] 陈志成, 王荣荣, 王志伟, 杨吉华, 王华田, 耿兵, 张永涛. 不同土壤水分条件下栾树光合作用的光响应. 中国水土保持科学, 2012, 10(3): 105-110.
[34] Thornley J H M. Mathematical Models in Plant Physiology. London: Academic Press, 1976.
[35] Ye Z P, Yu Q. A coupled model of stomatal conductance and photosynthesis for winter wheat. Photosynthetica, 2008, 46(4): 637-640.
[36] 梁文斌, 聂东伶, 吴思政, 柏文富, 沈素贞. 短梗大参光合作用光响应曲线及模型拟合. 经济林研究, 2014, 32(4): 38-44.
[37] 邓云鹏, 雷静品, 潘磊, 王晓荣. 不同种源栓皮栎光响应曲线的模型拟合及参数比较. 生态学杂志, 2016, 35(2): 387-394.
[38] 王秀伟, 毛子军. 7 个光响应曲线模型对不同植物种的实用性. 植物研究, 2009, 29(1): 43-48.
[39] 廖小锋, 刘济明, 张东凯, 靳勇, 张勇, 闫国华, 王敏. 野生小蓬竹的光合光响应曲线及其模型拟合. 中南林业科技大学学报, 2012, 32(3): 124-128.
[40] 熊彩云, 曾伟, 肖复明, 曾志光, 涂圣勇, 江斌, 邱凤英, 伍艳芳. 木荷种源间光合作用参数分析. 生态学报, 2012, 32(11): 3628-3634.
[41] Watling J R, Press M C, Quick W P. Elevated CO_2 induces biochemical and ultrastructural changes in leaves of the C_4 cereal sorghum. Plant Physiology, 2000, 123(3): 1143-1152.
[42] 陈建, 张光灿, 张淑勇, 王梦军. 辽东楤木光合和蒸腾作用对光照和土壤水分的响应过程. 应用生态学报, 2008, 19(6): 1185-1190.
[43] 惠竹梅, 焦旭亮, 张振文. 渭北旱塬'赤霞珠'葡萄浆果膨大期光合特性研究. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2008, 36(4): 111-116, 122-122.
[44] 陆銮眉, 林金水, 杜晓娜, 卞阿娜. 短叶金边虎尾兰的光合和叶绿素荧光特性研究. 漳州师范学院学报: 自然科学版, 2010, 23(4): 108-112.
[45] 伍维模, 李志军, 罗青红, 韩路. 土壤水分胁迫对胡杨、灰叶胡杨光合作用-光响应特性的影响. 林业科学, 2007, 43(5): 30-35.
[46] 韩刚, 赵忠. 不同土壤水分下 4 种沙生灌木的光合光响应特性. 生态学报, 2010, 30(15): 4019-4026.
[47] 潘瑞炽. 植物生理学(第四版). 北京: 高等教育出版社, 2001.
[48] Simova-Stoilova L, Demirevska K, Kingston-Smith A, Feller U. Involvement of the leaf antioxidant system in the response to soil flooding in two *Trifolium* genotypes differing in their tolerance to waterlogging. Plant Science, 2012, 183(9): 43-49.
[49] Mommer L, Lenssen J P M, Huber H, Visser E J W, de Kroon H. Ecophysiological determinants of plant performance under flooding: a comparative study of seven plant families. Journal of Ecology, 2006, 94(6): 1117-1129.
[50] 常杰, 葛滢. 生态学. 杭州: 浙江大学出版社, 2001.
[51] 王瑗. 涝渍对三个树种生长及生理生化的影响[D]. 南京: 南京林业大学, 2011.
[52] 张达, 林杉, 黄永芬, 曹一平. 通气状况与氮素形态对水稻和旱稻生长的影响. 哈尔滨师范大学自然科学学报, 2002, 18(4): 97-102.